

Homenaje al Prof. Dr.
**WOLFREDO WILDPRET
DE LA TORRE**

Las micorrizas, una simbiosis de interés en agricultura

MARÍA CARMEN JAIZME-VEGA



INSTITUTO DE ESTUDIOS CANARIOS

LA LAGUNA - TENERIFE

2009

Homenaje al Prof. Dr.
**WOLFREDO WILDPRET
DE LA TORRE**

**Esperanza Beltrán Tejera, Julio Afonso-Carrillo,
Antonio García Gallo & Octavio Rodríguez Delgado
(Editores)**



INSTITUTO DE ESTUDIOS CANARIOS

LA LAGUNA - TENERIFE

2009

Serie
MONOGRAFÍA LXXVIII

Esta edición ha contado con el patrocinio de
la Consejería de Educación, Universidades, Cultura y Deportes del Gobierno de Canarias,
el Área de Sanidad y Relaciones con la ULL del Cabildo de Tenerife,
la Fundación Canaria Salud y Sanidad,
el Excmo. Ayuntamiento de San Cristóbal de La Laguna,
la Facultad de Biología de la Universidad de La Laguna,
la Obra Social y Cultural de CajaCanarias,
el Colegio Oficial de Farmacéuticos de la Provincia de Tenerife,
la Cooperativa Farmacéutica de Tenerife (COFARTE)
y el Colegio Oficial de Biólogos de Canarias.

© 2009, los autores de los capítulos contenidos en el libro
© De esta edición: 2009, Instituto de Estudios Canarios
c/ Bencomo, 32, Apartado de correos 498
38201 La Laguna (Santa Cruz de Tenerife)

Imprime: Gráficas Sabater
Maquetación: Cande da Silva
Diseño de la cubierta del libro: Víctor M. Gómez Reneses
Elaboración, diseño y desarrollo multimedia: Ahora, S.L., Omar Quino Zoncu, Ruymán Gil García & Guillermo
Pozo Cabeza
ISBN: 978-84-88366-82-5
Depósito Legal:

Ilustración de la cubierta y DVD: W. Wildpret de la Torre (archivo de O. Rodríguez Delgado)
Ilustración de la contracubierta: El Drago de Icod de los Vinos a comienzos del siglo XX (foto tomada por Burchard,
1911)

Modo de citación:

Libro completo:
Beltrán Tejera, E., J. Afonso-Carrillo, A. García Gallo & O. Rodríguez Delgado (Eds.), 2009. *Homenaje al Profesor Dr. Wolfredo Wildpret de la Torre*. Instituto de Estudios Canarios. La Laguna (Tenerife. Islas Canarias). Monografía LXXVIII. 872 pp.
ISBN: 978-84-88366-82-5

Un capítulo:
Nezadal, W. & W. Welss, 2009. Aportaciones al conocimiento del bosque termófilo en el noroeste de Tenerife (Islas Canarias). In Beltrán Tejera, E., J. Afonso-Carrillo, A. García Gallo & O. Rodríguez Delgado (Eds.): *Homenaje al Profesor Dr. Wolfredo Wildpret de la Torre*. Instituto de Estudios Canarios. La Laguna (Tenerife. Islas Canarias). Monografía LXXVIII. pp.229-244.
ISBN: 978-84-88366-82-5

El DVD:
Beltrán Tejera, E., 2009. Semblanza de un botánico comprometido con su tiempo. Profesor Wolfredo Wildpret de la Torre. Documentación anexa. DVD. In Beltrán Tejera, E., J. Afonso-Carrillo, A. García Gallo & O. Rodríguez Delgado (Eds.): *Homenaje al Profesor Wolfredo Wildpret de la Torre*. Instituto de Estudios Canarios. La Laguna (Tenerife. Islas Canarias). Monografía LXXVIII.
ISBN: 978-84-88366-82-5

Todos los derechos reservados. Esta publicación (escrita y digitalizada en el DVD) no puede ser reproducida, ni todo ni en parte, ni registrada en –o transmitida por– un sistema de recuperación de información, en ninguna forma ni por medio, sea mecánico, fotoquímico, electrónico, magnético, electroóptico, por fotocopia o cualquier otro, sin el permiso previo por escrito de los titulares del “copyright”.

Las micorrizas, una simbiosis de interés en agricultura

MARÍA CARMEN JAIZME-VEGA

Dpto. Protección Vegetal. Instituto Canario de Investigaciones Agrarias (ICIA).
Apartado 60. 38200 La Laguna. Tenerife. Islas Canarias. España. mcjaizme@icia.es

Abstract: Mycorrhizas are mutualistic symbiosis established by certain soil-borne fungi by colonizing the root cortex of the majority of land plants. Arbuscular mycorrhiza (AM) is the most common mycorrhizal type which is established with more than 80 % of plant species. These mycorrhizas are characteristic of almost all major agricultural crops including horticultural and fruit-cultural plantation species. The AM symbiosis is recognized to improve plant growth, nutrient acquisition, plant water relations, plant health (as bioprotectants against pathogens and abiotic stresses), and soil quality. The impact of AM fungi on plant functioning in agricultural systems, is analyzed in this Chapter, with a particular emphasis on: (i) their role on plant acquisition of P and other nutrients; (ii) their significance at helping plant growth under stress situations; and (iii) evaluating the possibilities to use these micro-fungi as a biotechnology tool for the sustainable production of healthy crops.

Key words: Arbuscular mycorrhizal fungi, sustainable production, biotechnology.

Resumen: Las micorrizas son simbiosis mutualistas entre determinados hongos del suelo y la mayoría de las plantas que cubren la corteza terrestre. Las micorrizas arbusculares (MA) constituyen el tipo más común de asociación micorrícica y se establecen en el 80% de las especies de plantas, incluyendo en este grupo aquellas con interés agronómico. Los hongos MA mejoran el desarrollo de las plantas a través de incrementos en el crecimiento, en la adquisición de nutrientes, mejoras en las relaciones hídricas de la planta y su salud, protegiéndola frente a estrés bióticos (patógenos de raíz) y abióticos (metales pesados, salinidad, contaminantes), además de los efectos de esta simbiosis sobre la calidad del suelo. En este capítulo se analiza el impacto de los hongos MA sobre los agrosistemas haciendo hincapié en su papel en la adquisición de P y otros nutrientes, su ayuda a la planta en situaciones de estrés y sus posibilidades de ser aplicadas y manejadas como herramienta biotecnológica en los agrosistemas sostenibles.

Palabras clave: Micorrizas arbusculares, agricultura sostenible, biotecnología.

INTRODUCCIÓN

Durante el pasado siglo, la producción agrícola mundial presentó una gran evolución y un incremento en los rendimientos con la aplicación de fertilizantes minerales y productos químicos. El mantenimiento a través de los años de dichos rendimientos, requirió de dosis masivas de diversos insumos de este tipo, generando una serie de factores negativos en los agroecosistemas, tales como acumulaciones de nitratos, nitritos, pesticidas y otras sustancias perjudiciales desde el punto de vista ecológico. Entre las consecuencias negativas de estos

manejos agrícolas están los efectos adversos sobre los habitantes microscópicos del suelo y sobre los procesos biológicos que condicionan la fertilidad de los mismos.

Actualmente, estos factores biológicos del suelo se han convertido en criterios de importancia para valorar la fertilidad del suelo, creando la necesidad de orientar los sistemas de producción agrícola hacia nuevas tecnologías basadas en un manejo agroecológico sostenible. Hoy en día, el concepto de “calidad del suelo” se relaciona directamente con la productividad, la salud y la sostenibilidad de los sistemas agrícolas. Desde el punto de vista agronómico la “calidad del suelo” es expresado como “fertilidad” y define la capacidad de un suelo para soportar sostenidamente plantas sanas y productivas. Las interacciones de las propiedades físicas, químicas, biológicas y climáticas del sistema son las que identifican la fertilidad de los suelos (Fig. 1). Entre estos factores, son quizás los componentes biológicos los últimos que se han tomado en cuenta en investigación y producción de cultivos, a pesar de su papel clave no solo en la fertilidad del suelo, sino en la estabilidad y funcionamiento de los ecosistemas naturales (TRASAR *et al.*, 2000).

Las partículas minerales y orgánicas del suelo se asocian para formar agregados, constituyendo un entramado que alberga a la fase gaseosa o atmósfera del suelo y a la fase líquida o solución acuosa del suelo. El hábitat resultante es muy favorable para los microorganismos del suelo que se acomodan tanto en el exterior como en el interior de los agregados, y se asocian a las raíces de las plantas creando una zona en torno al sistema radical de gran actividad conocida como “rizosfera”.

A pesar de la gran diversidad de tipos de microorganismos que co-habitan en la zona rizosférica (bacterias, hongos, algas, protozoos, nematodos, virus, etc...) la mayoría de los estudios están dirigidos a las bacterias y a los hongos. Estos microorganismos se relacionan de manera bien saprofítica o simbiótica con las plantas ocasionándoles en muchos casos beneficios y en otros enfermedades (BAREA *et al.*, 2002). Algunos microbios establecen con la planta las llamadas simbiosis mutualistas (dos microorganismos íntimamente asociados que se benefician mutuamente). Hay tres tipos de microorganismos dentro de este grupo: a) bacterias promotoras del crecimiento vegetal (conocidas como PGPBs por sus siglas en inglés), b) hongos formadores de micorrizas arbusculares (MA) y c) bacterias fijadoras de N_2 atmosférico.

Las bacterias promotoras del crecimiento son capaces de mejorar el desarrollo de las plantas a través de un mejor aprovechamiento de los nutrientes y protegiéndolas frente a enfermedades (PROBANZA *et al.*, 2002). Las bacterias fijadoras de N_2 , proporcionan a las plantas N atmosférico (POSTGATE, 1998). Los hongos MA mejoran el crecimiento, la nutrición, las relaciones hídricas y la salud de las plantas, además de la calidad del suelo (SMITH & READ, 1997) (Fig. 2).

Por todo ello, los hongos MA se consideran como componentes clave de la fertilidad del suelo, bien sea a través de la propia simbiosis o por su interacción con otros microorganismos de la rizosfera, y en significado agronómico merece una atención específica.

LAS MICORRIZAS: GENERALIDADES

La mayoría de las plantas que cubren la tierra, tienen la corteza de sus raíces colonizadas por un hongo del suelo que establece con ellas una simbiosis mutualística conocida como “micorriza”. En este tipo de asociación, ambas partes (hongo y planta) son altamente interdependientes y se benefician mutuamente. El hospedador, la planta, recibe nutrientes minerales



Figura 1. Interacción de los diferentes factores que influyen en la calidad del suelo (tomado de BAREA, 2009)

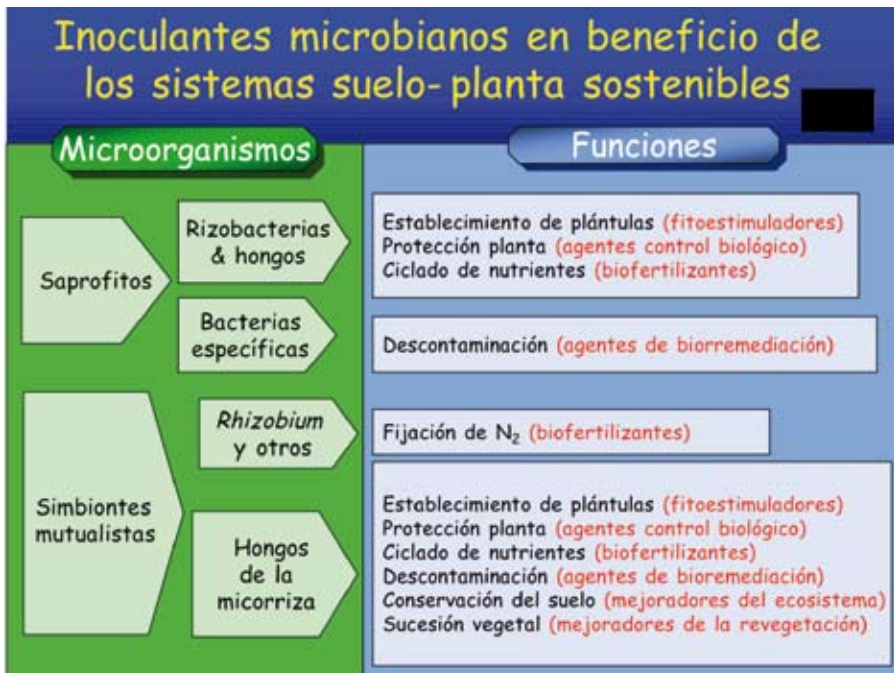


Figura 2. Papel de los diferentes microorganismos del suelo en el sistema suelo-planta (tomado de BAREA, 2009)

del suelo captados a través del micelio de su huésped, el hongo. Por su parte, este último obtiene compuestos carbonados producto de la fotosíntesis de la planta. Una vez establecida la colonización de la raíz, el hongo desarrolla hacia el exterior un micelio extramatricial y tridimensional que explora un determinado volumen de suelo en torno al sistema radical y mediante el cual, el hongo optimiza la adquisición de agua y nutrientes de las raíces y establece conexiones con los restantes microorganismos de la rizosfera.

Las micorrizas pueden encontrarse en todos los ecosistemas terrestres bien sean bosques, selvas, desiertos, lagos, etc..., y se sabe que su presencia garantiza la salud de la planta y la calidad del suelo. La universalidad de esta simbiosis implica a una gran diversidad taxonómica tanto de hongos como de plantas. Se han reconocido al menos cinco tipos de micorrizas cuyas características se resumen en la Figura 3.

Un mínimo porcentaje (3%) de las plantas superiores, mayoritariamente forestales de las familias Fagaceae, Betulaceae y Pinaceae, y algunas leguminosas de parte arbórea, forman un tipo de micorrizas conocidas como “ectomicorrizas”. Los hongos que las generan son en su mayoría Basidiomycetes y Ascomycetes. En este tipo de simbiosis la hifa no penetra en el

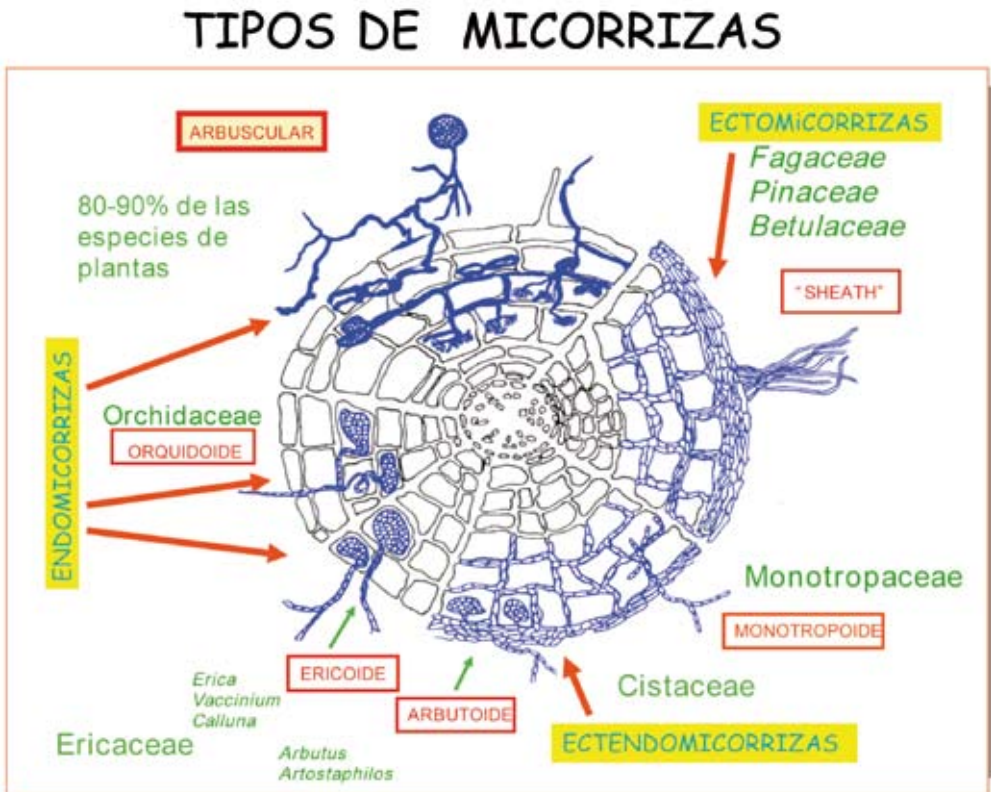


Figura 3. Tipos de micorrizas presentes en los ecosistemas (tomado de BAREA, 2009)

interior de las células corticales de la raíz, solo avanza de modo intercelular y se desarrolla a modo de “manto” fácilmente visible alrededor de las raíces más finas.

Dentro de las “endomicorrizas” se agrupan a su vez tres tipos de asociaciones micorrícicas en las cuales el hongo invade la corteza de la raíz de manera inter- e intra-radical. Entre ellas se encuentran las *ericóides* formadas en las raíces de las plantas de la familia Ericaceae, las *Orquidóides* formadas por la familia Orchidaceae y el tercer y más abundante tipo de micorrizas conocidas como *arbusculares*, únicamente formadas por hongos microscópicos.

Hay un tercer grupo de micorrizas, las “ectendomicorrizas” que se establecen principalmente en especies de la familia Monotropaceae. Forman manto y producen colonizaciones intracelulares (micorrizas arbutoides y monotropoides).

LA MICORRIZA ARBUSCULAR

Este tipo de simbiosis, de carácter universal, se establece en más de un 80% de las especies de plantas que cubren la corteza terrestre. La forman muchas especies de interés agronómico (leguminosas, gramíneas, compuestas, rosáceas, labiadas, etc....) pertenecientes a las diferentes zonas agroclimáticas del planeta (áridas, tropicales, templadas, frías, etc.).

El origen de las micorrizas arbusculares está ligado al origen de las plantas y el primer indicio de ello lo presenta un fósil vegetal del Devónico cuyas raíces forman una asociación micorrícica. Esta y otras evidencias similares nos indican que estos hongos estaban presentes desde los primeros estadios de la evolución de las plantas.

Esta asociación simbiótica garantizaba desde los primeros momentos un sistema biológico capaz de facilitar a las plantas la adquisición del P, de manera similar al desarrollado por las cianobacterias especializadas en la fijación de C y N atmosféricos.

Las plantas y sus hongos micorrícicos han coevolucionado hasta nuestros días y constituyendo la asociación simbiótica hongo-planta más extendida.

Los hongos formadores de micorrizas arbusculares estaban incluidos en el orden Glomales (Zygomycota) (MORTON & REDECKER, 2001), pero tras el análisis de las secuencias de su RNA ribosomal, han sido recientemente resituado en el nuevo *phylum* Glomeromycota (SCHÜBLER *et al.*, 2001).

FORMACIÓN Y FUNCIONAMIENTO DE LA SIMBIOSIS

El desarrollo de la simbiosis comienza cuando una hifa del hongo surge de una espora o de un trozo de raíz colonizada reconociendo las señales de una planta hospedadora. A partir del contacto de la hifa con la superficie de la raíz, el hongo se diferencia formando un “apresorio” que entra y se desarrolla en el interior de la raíz. Una vez dentro, coloniza inter- e intra-celularmente las células de la corteza radical, dividiéndose en el interior celular de manera dicotómica y formando una estructura arborescente conocida como arbusculo. Estos arbusculos cuyas paredes son muy finas, están especializados en el intercambio de nutrientes y señales entre la planta y el hongo. Una vez colonizada la raíz se desarrolla un micelio externo en la zona alrededor de la misma, avanzando grandes distancias, más allá de los pelos radicales. Este micelio está capacitado para absorber nutrientes más allá de la zona de depresión en P que rodea la raíz, reduciendo la distancia entre la planta y dicho nutriente. Esta habilidad de las hifas es la principal razón que justifica el beneficio de esta simbiosis en suelos deficiente en P. Además de este macro-nutriente la simbiosis micorrícica aporta a la planta amonio, nitrato, cobre y cinc y otros microelementos. Otros reconocidos beneficios de

estos hongos es su capacidad para mejorar la salud de la planta, incrementando su protección frente a estreses de tipo biótico (patógenos de raíz) o abiótico (salinidad, sequía, metales pesados y contaminantes orgánicos), además de mejorar la estructura del suelo mediante la formación de agregados (MILLER & JASTROW, 2000). Sobre esto último, se sabe que las hifas externas son capaces de producir una glicoproteína no soluble en agua, denominada “glomalina”, que contribuye, como si se tratara de un pegamento natural, a mantener unidos los agregados del suelo (WRIGHT & UPADHYAYA, 1998).

INTERACCIÓN DE LOS HONGOS MA CON OTROS MICROORGANISMOS RIZOSFÉRICOS

Los hongos formadores de micorrizas ocupan una posición privilegiada y estratégica en la rizosfera, interactuando con otros microorganismos en beneficio de la planta. Las principales consecuencias de esta co-habitación están relacionadas con una optimización en el ciclado de nutrientes, en la producción hormonal, en la capacidad defensiva de la planta y finalmente una mejora de la calidad del suelo.

Hongos MA y bacterias fijadoras de nitrógeno

La fijación de nitrógeno es un factor clave para la productividad de los cultivos, y está confirmado que más de un 60% del N asimilado por las plantas tiene un origen biológico, y que la mitad de esta cantidad es producto de la simbiosis planta-bacteria (POSTGATE, 1998). Los géneros de bacterias implicados en la relación simbiótica son *Rhizobium*, *SinoRhizobium*, *BradyRhizobium*, *MesoRhizobium* y *AzoRhizobium*, llamados colectivamente *Rhizobium*. Está reconocido universalmente que las plantas leguminosas mejoran la actividad fijadora de N₂ mediante la simbiosis micorrícica. En los últimos 50 años se han enfocado muchos trabajos hacia las consecuencias de esta simbiosis tripartita. Con la ayuda de isótopos se ha determinado en condiciones de campo que la micorrización incrementa la producción de materia seca y la concentración de N y N total en la cosecha, en determinadas leguminosas (BAREA *et al.*, 1987), además de contribuir eficazmente a un mejor ciclado de N en el sistema (BAREA *et al.*, 2005).

Las plantas leguminosas son capaces de enriquecer el suelo rizosférico a través de la fijación de N₂, permitiendo aprovecharse de este hecho a otras especies no-fijadoras que crezcan en dicha zona o en sus alrededores. Se ha demostrado que los hongos MA pueden incrementar la cantidad de N en dichas plantas mediante una optimización de la transferencia de este nutriente, a partir de la rizosfera de especies leguminosas (BAREA, 2009).

Hongos MA y bacteria solubilizadoras de fósforo

Entre las consecuencias derivadas de la vida microbiológica del suelo, son especialmente relevantes aquellas actividades que conducen a mejorar la disponibilidad de P en los suelos. En general hay dos tipos de procesos, los que promueven la solubilización de fuentes de P no disponibles en suelo, y aquellos que mejora la toma de nutrientes de fosfato soluble. La solubilización del P es realizada por un gran número de bacteria saprofitas y hongos que actúan moderadamente sobre el P soluble mediante mecanismos de quelación (WHITELAW, 2000). La toma de fósforo por las plantas es llevada a cabo por los hongos formadores de micorrizas (SMITH & READ, 1997). Existe por lo tanto una relación sinérgica a nivel de estos microorganismos rizosféricos cuyo resultado, es fundamental en el ciclo del P y que tiene efectos agronómicos deseables.

Hongos MA y bacterias de vida libre

Las bacterias de vida libre del género *Azospirillum* pueden promover el desarrollo de las plantas, particularmente cereales, bajo ciertas condiciones, debido a su capacidad de fijar N_2 . Se sabe que estas bacterias son capaces de producir hormonas (auxinas) que alteran la morfología, geometría y fisiología del sistema radical modificando su aptitud para la absorción de N (DOBBELAERE *et al.*, 2001). Según se desprende de los estudios realizados, existe una interacción hongo-*Azospirillum* spp. positiva para la planta, basada en una mejor asimilación de N y P cuando están presentes la bacteria y el hongo MA, como consecuencia del efecto de estos microorganismos sobre la habilidad de la raíz para la toma de nutrientes (BAREA, 2009).

LOS HONGOS MICORRÍCICOS Y LOS ESTRESSES EN AGRICULTURA

Las producciones agrícolas están muchas veces expuestas a factores estresantes de naturaleza biótica o abiótica, que pueden llegar a afectar los rendimientos. Los microorganismos patógenos de raíz, la sequía y/o salinidad y los diferentes contaminantes del suelo (biocidas, metales pesados) son los principales responsables de tales estreses.

Los hongos formadores de MA pueden contribuir a aliviar los daños producidos por hongos patógenos tales como *Fusarium*, *Pythium*, *Phytophthora*, *Rhizoctonia* y *Verticillium* (HWANG *et al.*, 1922; JAIZME-VEGA *et al.*, 1998) o por nematodos agalladores (*Meloidogyne* spp.) o lesionadores (*Pratylenchus* sp.) JAIZME-VEGA *et al.*, 1997 y 2006). Hay descritos diferentes mecanismos mediante los cuales la presencia de la simbiosis contribuye al control biológico de estos patógenos. Uno de ellos, es la compensación de los daños causados por dichos microorganismos nocivos, mediante el efecto positivo de los hongos MA sobre el desarrollo de las plantas. Otro mecanismo serían los cambios microbianos producidos por efecto de la micorrización en la rizosfera. También está demostrado que la presencia de los hongos MA activa los mecanismos de defensa de la planta, provocando una resistencia sistémica inducida (RSI).

En ocasiones, los cultivos están expuestos a condiciones adversas del suelo y del ambiente, tales como sequía y salinidad, temperaturas extremas, pH muy bajo, etc. Los hongos MA promueven las plantas que los hospedan un mejor balance nutricional que conduce a una mayor tolerancia. Esta circunstancia, junto con una toma de agua más eficiente por parte de las hifas del hongo MA y un mejor ajuste osmótico de las plantas micorrizadas, así como otros mecanismos relacionados con el intercambio gaseoso y la activación de aguaporinas (canales proteínicos que facilitan el flujo de agua en la planta) (BAREA, 2009), hacen posible una mayor resistencia de las plantas micorrizadas a estos tipos de estrés (BRUNETT, 1991). Por otra parte, la contaminación del suelo con metales pesados es un problema difícil de resolver en agricultura. El establecimiento de los hongos MA puede ayudar a mejorar los efectos de las plantas empleadas para recuperar suelos contaminados, mediante el incremento de su resistencia frente a estos metales nocivos.

CÓMO MANEJAR LAS MICORRIZAS EN LOS AGROSISTEMAS

En los últimos años, por diversas razones de índole económica y ecológica, ha sugerido un interés creciente por los sistemas agrícolas con bajos insumos químicos y producciones sostenibles (Fig. 4). Esta circunstancia ha propiciado la búsqueda de microorganismos be-



Figura 4. Efecto de la aplicación de hongos micorrícicos sobre un cultivo de calabaza bajo criterios de agricultura ecológica (fila izquierda plantas control, fila derecha plantas micorrizadas).

néficos capaces de contribuir a la biofertilización de los suelos. A pesar del gran número de trabajos que reconocen las ventajas de la simbiosis sobre la productividad, el empleo de estos hongos no se ha extendido en los sistemas agrícolas debido a el poco desarrollo que hasta hace unos años se había conseguido en la producción de inóculos de calidad garantizada y de interés económico. La dificultad de multiplicar al hongo en ausencia del hospedador, la incompatibilidad de la simbiosis en suelos con alto contenido en P y su vulnerabilidad frente a biocidas en general y fungicidas en particular, han limitado el uso extensivo de este microorganismo en los sistemas agrícolas comerciales. Sin embargo, en la última década se han producido una serie de circunstancias (avances en el cultivo monoaxénico del hongo MA, demanda de nuevos productos por parte de un sector sensibilizado, incremento del precio de los fertilizantes, etc.) que ha impulsado la producción de inóculos y ya hay disponibles diferentes inoculantes y formulados adaptados a los diferentes sistemas de producción vegetal.

Este desarrollo en la aplicación de estos hongos, ha traído aparejado nuevos planteamientos acerca de la oportunidad de comerciar e introducir cepas originales de otros ecosistemas, capaces de adaptarse o no a condiciones locales concretas y sus posibles consecuencias sobre las cepas nativas. A este nivel de discusión hay que añadir las diferentes estrategias de los fabricantes y comercializadores de inóculos que ofrecen productos formados por un solo

aislado con demostrada eficacia en determinados ambientes, o por una selección de hongos (cóctel) que garantice el éxito del producto en varias situaciones. En otras ocasiones se oferta un producto combinado donde se integran hongos MA mezclados en ocasiones con hongos ectomicorrícicos y bacterias rizosféricas, acompañados de una serie de sustancias promotoras del crecimiento (vitaminas, hormonas, etc.) y de fertilizantes.

Esta situación, propia de un nuevo mercado y de las características biológicas de estos simbiontes, es de esperar que se establezca y que los técnicos y los productores, una vez superados estos primeros momentos, tengan la información necesaria para poder decidir el uso y la manipulación (multiplicación, almacenamiento) de este recurso en sus producciones, además de valorar y aprovechar la presencia de esta simbiosis de modo natural en sus suelos, manejando el agrosistema de manera integral, protegiendo y potenciado mediante las prácticas adecuadas la actividad biológica de los suelos y garantizando así la fertilidad sostenida del sistema y calidad de sus producciones.

AGRADECIMIENTOS

Quiero agradecer al Profesor W. Wildpret y en su persona a algunos de mis profesores en la ULL que sembraron la semilla de la curiosidad científica y de la responsabilidad social y a mis maestros y tutores en el mundo de la investigación, los Drs. R. Azcón y J.M. Barea, que desde la distancia me guiaron y me siguen tutelando con cariño y sabiduría.

BIBLIOGRAFÍA

- BAREA, J. M., C. AZCÓN-AGUILAR & R. AZCÓN, 1987. Vesicular-arbuscular mycorrhiza improve both symbiotic N₂-fixation and N uptake from soil as assessed with a ¹⁵N technique under field conditions. *New Phytologist* 106: 717-721.
- BAREA, J. M., R. AZCÓN & C. AZCÓN-AGUILAR, 2002. Mycorrhizosphere interactions to improve plant fitness and soil quality. *Anton Van Leeuwenhoek*, 81: 343-351.
- BAREA, J. M., R. AZCÓN & C. AZCÓN-AGUILAR, 2005. Interactions between mycorrhizal fungi and bacteria to improve plant nutrient cycling and soil structure. In: E. BUSCOT & A. VARMA (eds.), *Microorganisms in Soil: Roles in Genesis and Functions*: 195-212. Springer-Verlag. Berlin, Heidelberg.
- BAREA, J. M., 2009. Mycorrhizas and agricultural fertility. In: J. BONILLA (ed.), *Current Topics in Agriculture*. Editorial Studium Press. USA.
- BRUNDETT, M., 1991. Mycorrhizal in natural ecosystems. *Advance in Ecological Research*, 21: 171-313.
- DOBBELAERE S., A. CROONENBORGHES, A. THYS, D. PTACEK, J. VANDERLEYDEN, P. DUTTO, C. LABANDERA-GONZALEZ, J. CABALLERO-MELLADO, J. F. AGUIRRE, Y. KAPULNIK, S. BRENER, S. BURDMAN, D. KADOURI, S. SARIG & Y. OLCÓN, 2001. Response of agronomically important crops for inoculation with *Azospirillum*. *Australian Journal of Plant Physiology*, 28: 1-9.
- HWANG, S. F., K. F. CHANG & P. CHAKRAVARTH. 1992. Effects of vesicular-arbuscular mycorrhizal fungi on the development of *Verticillium* y *Fusarium* wilts of alfalfa. *Plant Disease*, 76: 239-243.
- JAIZME-VEGA, M. C., B. SOSA HERNANDEZ, & J. M. HERNANDEZ HERNANDEZ, 1998. Interaction of arbuscular mycorrhizal fungi and the soil pathogen *Fusarium oxysporum* f.sp. *cubense* on the first stages of micropropagated Grande Naine banana. *Acta Horticulturae*, 490: 285-295. Proceedings of the First International Symposium on Banana in the Subtropics. (Ed. V. Galán Saucó), ISHS.

- JAIZME-VEGA, M. C., A. S. RODRÍGUEZ-ROMERO & L. A. BARROSO NÚÑEZ, 2006. Effect of the combined inoculation of two arbuscular mycorrhizal fungi and plant growth-promoting rhizobacteria on papaya (*Carica papaya* L.) infected with the root-knot nematode *Meloidogyne incognita*. *Fruits*, 61: 151-162.
- MILLER, R. M & D. JASTROW, 2000. Mycorrhizal fungi influence soil structure. In: KAPULNIK & DOUDS JR DD (eds.), *Arbuscular mycorrhizas: physiology and function*: 3-18. Kluwer, Dordrecht.
- MORTON, J. B. & D. REDECKER, 2001. Two new families of Glomales, Archaeosporaceae and Paraglomaceae, with two new genera *Archaeospora* and *Paraglomus*, based on concordant molecular and morphological characters. *Mycologia* 93: 181-195.
- POSTGATE, J. R., 1998. *Nitrogen fixation*. Cambridge University Press. Cambridge.
- PROBANZA, A., J. A. LUCAS GARCÍA, M. RUIZ PALOMINO, B. RAMOS, & F. J. GUTIÉRREZ MAÑERO, 2002. *Pinus pinea* L. seedling growth and bacterial rhizosphere structure alter inoculation with PGPR *Bacillus* (*B. licheniformis* CECT 5106 and *B. pumillus* CECT 5105). *Applied of Soil Ecology*, 20: 75-84.
- RODRÍGUEZ ROMERO, A. S. & M. C. JAIZME-VEGA, 2005. Effect of the arbuscular mycorrhizal fungus *Glomus manihotis* on the root-knot nematode, *Meloidogyne javanica*, in banana. *Nematologia Mediterránea*, 33: 217-221.
- SCHÜBLER A., D. SCHWARZOTT & C. WALKER, 2001. A new fungal *phylum*, the Glorneromycota, phylogeny and evolution. *Mycological Research*, 105: 1413-1421.
- SMITH, S. E. & D. J. READ, 1997. *Mycorrhizal symbiosis*. Academic Press, San Diego.
- TRASAR, M. C., M. C. LEIRÓS & F. GIL, 2000. Biochemical properties of acid soils under climax vegetation (Atlantic oakwood) in an area of the European temperate-humid zone (Galicia, NW Spain): specific parameters. *Soil Biology & Biochemistry* 32: 747-755.
- WHITELAW, M. A., 2000. Growth promotion of plants inoculated with phosphate-solubilizing fungi. *Advance in Agronomy*, 69: 99-151.
- WRIGHT, S. P. & A. UPADHYAYA, 1998. A survey of soils for aggregate stability and glomalin, a glycoprotein produced by hyphae of arbuscular mycorrhizal fungi. *Plant and Soil* 198: 97-107.

ÍNDICE

<i>TABVLA GRATVLATORIA</i>	13
Presentación	
Milagros Luis Brito	21
Antonio Alarcó Hernández.....	23
Eduardo Doménech Martínez.....	25
Esperanza Beltrán Tejera: Semblanza de un botánico comprometido con su tiempo. Profesor Wolfredo Wildpret de la Torre	27
Esperanza Beltrán Tejera: Producción bibliográfica de la Unidad de Botánica de la Universidad de La Laguna. Etapa wildpretiana (1969-2008). I	71
Jorge Alfredo Reyes-Betancort & María Catalina León Arencibia: <i>Helichrysum x wildpretii nothosp. nov.</i>, un nuevo híbrido natural de las Islas Canarias	159
Marcelino José del Arco Aguilar, Octavio Rodríguez Delgado, Juan Ramón Acebes Ginovés, Marcos Salas Pascual & Víctor Garzón Machado: Los retamares de <i>Retama rhodorrhizoides</i> Webb & Berth. en las Islas Canarias: <i>Retamation rhodorhizoidis all. nov.</i>	163
Arnoldo Santos Guerra & Jorge Alfredo Reyes-Betancort: Contribución al conocimiento de las comunidades comofíticas de la Clase <i>Greenovio-Aeonietea</i> Santos 1976. <i>Aichryso laxi-Monanthetalia laxiflorae</i> ord. nov.	173
Octavio Rodríguez Delgado: El Barranco del Agua de Güímar, un espacio natural de gran interés botánico, turístico y etnográfico	181
Pedro L. Pérez de Paz, Vicente L. Lucía Sauquillo & Ricardo González González: Las Charcas de Erjos: enclave antrópico de singular naturaleza	213
Werner Nezadal & Walter Welss: Aportaciones al conocimiento del bosque termófilo en el noroeste de Tenerife (Islas Canarias)	229

Marcos Salas Pascual, Emilio Fernández Negrín & Gregorio Quintana Vega: <i>Salvia canariensis-Pterocphaletum dumetori</i> ass. nov. (<i>Artemisio thusculae-Rumicion lunariae</i> ; <i>Forsskaoleo angustifoliae-Rumicetalia lunariae</i> ; <i>Pegano-Salsoletea</i>) nueva asociación para la Isla de Gran Canaria (Islas Canarias-España)	245
Salvador Rivas-Martínez: Ensayo geobotánico global sobre la Macaronesia	255
Hanno Schaefer & Peter Schoenfelder: <i>Smilax canariensis</i> , <i>S. azorica</i> (Smilacaceae) and the genus <i>Smilax</i> in Europe.....	297
Julia Pérez de Paz, Olga Fernández-Palacios & Rosa Febles: Polimorfismos y series polínicas en el género canario <i>Parolinia</i> y parientes continentales <i>Diceratella</i> y <i>Morettia</i> (Matthioleae-Brassicaceae). Significado biológico y filogenético	309
Irene E. La Serna Ramos: <i>Parkinsonia aculeata</i> L.: un ejemplo del interés de la flora ornamental en la caracterización geográfica de las mieles canarias.....	329
Victoria Eugenia Martín Osorio: Jardines Sostenibles	345
Beatriz Hernández Bolaños & Victoria Eugenia Martín Osorio: El Jardín Botánico del Parque Nacional del Teide (Tenerife, Islas Canarias), a través de un Sistema de Información Geobotánica	371
Antonio García Gallo, Israel Pérez Vargas & Francesco Salomone Suárez: Los olmos de La Laguna	383
Richard Pott & Joachim Hüppe: Canary Islands: A Botanical Paradise in the Atlantic Ocean	395
María Candelaria Gil-Rodríguez, Myrian Rodríguez García del Castillo, Óscar Monterroso Hoyos & Rodrigo Riera Elena: Perturbaciones en ecosistemas marinos canarios. Un modelo: Guayonje-Tacoronte, Islas Canarias	421
Julio Afonso-Carrillo & Marta Sansón: Aún lejos de un completo conocimiento de la biota canaria: el ejemplo de la flora de algas rojas gelatinosas efímeras del sublitoral	433
Esperanza Beltrán Tejera, J. Laura Rodríguez-Armas, Luis Quijada, Janira Gutiérrez Peraza, Jonathan Díaz & Ángel Bañares: Contribución al estudio de la microbiota de los castaños del Norte de Tenerife (Islas Canarias. España). II..	453
María Carmen Jaizme-Vega: Las micorrizas, una simbiosis de interés en agricultura	479

Índice

Consuelo Hernández, Israel Pérez-Vargas, Dessire Sicilia & Pedro L. Pérez de Paz: Los líquenes de la alta montaña canaria	489
Ana Losada-Lima, Sofia Rodríguez-Núñez & Arnoldo Santos Guerra: Referencias a briófitos de las Islas Canarias anteriores al siglo XIX: Dillenius y <i>Leucodon canariensis</i>	501
Mari Carmen Alfayate, Eugenia Ron, Agustín Fernández, Belén Estébanez, David Gómez, Miguel Ángel Pérez-Batista & Benjamín Fernández: Biontes entrometidos en cápsulas de musgos Canarias	509
Juana María González-Mancebo, Jairo Patiño, Julio Leal Pérez, Stephan Scholz & Ángel Fernández-López: Amenazas sobre la flora briofítica de la Isla de Fuerteventura. SOS para los últimos supervivientes del extinto bosque de Jandía	517
Marie-Luise Schnetter, Andreas Opitz & Reinhard Schnetter: Estructura y función de las glándulas submarginales del mangle <i>Laguncularia racemosa</i> (Combretaceae)	539
Domingo Morales & M ^a Soledad Jiménez: Ecofisiología de algunos tipos de vegetación de las Islas Canarias	555
Juan Felipe Pérez Francés, Isabel Santana López, Emma Suárez Toste, Raquel Martín Pérez, Miguel Cabrera Pérez, Juan Cristo Luis Jorge & Francisco Valdés: Aplicaciones del cultivo <i>in vitro</i> a la conservación de plantas canarias en peligro	567
Germán Santana Henríquez: Una farmacopea un tanto singular. Sobre los remedios para el dolor de cabeza en Galeno	581
José N. Boada, Eduardo Navarro & C. Marina Álvarez: Nuestras aportaciones al conocimiento de las propiedades farmacológicas de productos obtenidos de plantas de Canarias	591
José Juan Jiménez González: Etnohistoria y arqueología de las plantas entre los antiguos canarios	603
Fernando Lozano Soldevilla, Ignacio J. Lozano, José M ^a . Landeira & Fátima Hernández: Antecedentes históricos de la taxonomía zooplanctónica en aguas de la región Canaria	613
Lázaro Sánchez-Pinto, Francisco García-Talavera, José López Rondón & Mercedes Martín Oval: Sobre la presencia del icnofósil <i>Dactyloidites otto</i> (Geinitz, 1849) en sedimentos neógenos de la costa occidental de Fuerteventura (Islas Canarias)	625

Juan José Bacallado, José Espinosa, Jesús Ortea, Lázaro Márquez, Leopoldo Moro, Osmani Borrego & Manuel Caballero: La península de Guanahacabibes y su Parque Nacional (Cuba): biodiversidad marina y terrestre	633
Marisa Tejedor, Jonay Neris, María Ascención Dorta & Concepción Jiménez: Evaluación del recurso suelo con alta potencialidad agrológica en la isla de Tenerife. 1981-2008	651
Juan Luis Mora Hernández, Carmen Dolores Arbelo Rodríguez & Antonio Rodríguez Rodríguez: Características de los suelos de las Islas Canarias en relación a la vegetación natural	665
Constantino Criado, Carmen Machado & José Afonso: Geomorfología eólica en el Parque Nacional del Teide (Tenerife)	685
Sara del Río, Luis Herrero & Ángel Penas: Tendencias recientes en la precipitación de las Islas Canarias occidentales y su relación con la oscilación del Atlántico Norte (NAO)	705
Sebastián Delgado Díaz: Las nuevas aguas en Canarias	723
Gonzalo Lozano Soldevilla: Miscelánea académica del quinquenio 1983-1988 en la Facultad de Biología de la Universidad de La Laguna	731
Nácere Hayek: Un ensayo histórico sobre la aportación matemática a la Biología durante períodos anteriores a su creación	739
Andrés Sánchez Robayna: Viene del mar la integridad de más allá del mar	753
Juan Hernández Bravo de Laguna: La Teoría del Estado fallido: Estados débiles, Estados aparentales y otras formas fallidas de Estado	755
Matilde Arnay de la Rosa & Emilio González Reimers: La ocupación humana de Las Cañadas del Teide a partir del siglo XV	767
Conrado Rodríguez Martín, Rafael González Antón & María del Carmen del Arco Aguilar: La colonización humana de islas en la prehistoria. Un modelo teórico para el estudio de poblamientos insulares	785
Cristóbal Corrales Zumbado & Dolores Corbella Díaz: Creación y adaptación del término <i>malpaís</i>	797
Josefa Dorta Luis & María del Carmen Muñiz Cachón: La entonación de las interrogativas en el español de Canarias y en asturiano	809

Índice

Juan Antonio Frago Gracia: El español de Canarias en la historia de la lengua española	823
Javier Medina López: La gramática olvidada de D. Ireneo González y Hernández: el <i>Compendio de gramática castellana</i> (1895)	837
Francisco Salas Salgado: Influencia clásica en los poemas a Filis de Juan Bautista Poggio Monteverde	849
Teodoro Ravelo Mesa, María Carmen Moreno Perdigón & Moulaye Ahmed Ould Ahmed Deoula: Un análisis multicriterio de la capacidad de atracción de los destinos turísticos en la Isla de Tenerife	861